中国喀斯特天坑演化及植被生态系统研究进展

蒲高忠[1*]，王柯懿[1]，莫凌[1]，曾丹娟[1]，陈霞霞[1,2]

（1. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室，广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所，广西 桂林 541006；2. 广西师范大学，广西 桂林 541006）

摘 要：喀斯特天坑(Tiankeng) 是近年来在喀斯特地区发现的一类深陷地表的负地形地质奇观，由于受到四周岩壁的圈闭作用及地形的约束，喀斯特天坑内部形成了一种绝无仅有的原始小气候，孕育了丰富独特的动物、植物和微生物资源。在系统梳理前期天坑研究文献的基础上，以天坑植被生态系统研究为重点，兼顾天坑分布和演化规律，综述了天坑在这些方面的主要研究进展和新的认识，进而分析了目前天坑研究中存在的问题。围绕上述天坑研究领域，提出天坑研究未来发展的 5 个研究方向：(1)系统性、大尺度和多学科联合探究天坑成因及其植被生态系统的演化规律；(2)天坑内生物资源对坑外荒漠化地区生态修复作用及其机制；(3)天坑土壤微生物分布规律及其与植物互作机制；(4)环境变化对喀斯特天坑生态系统的影响效应；(5)旅游开发对天坑植被生态系统的影响评估。

关键词：喀斯特天坑，形成演化，植被生态学，中国

中图分类号：Q948　　　　**文献标识码**：A

Research progress on evolution and vegetation ecology of karst Tiankeng in China

PU Gaozhong[1*], WANG Keyi[1], MO Lin[1], ZENG Danjuan[1], CHEN Xiaxia[1,2]

（1. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain*, *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Life Science*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China）

Abstract: Karst Tiankengs are one type of negative topography that are of high value for conservation, providing habitats and breeding unique biological resources not found in the surrounding landscape. In recent years, the studies on karst Tiankeng in China has increased our understanding of diverse geological and ecological questions, from the formation and evolution of Tiankeng to species diversity. Based on a systematic review of the previous studies on karst Tiankeng, we reviewed the main advances and new findings, and addressed key topics for future studies. These key findings and topics include the distribution, evolution and vegetation ecology of Tiankeng. We also propose five key areas of focus for future studies: (1) the causes of Tiankeng formation and its vegetation ecology in systematicness, large scale and multidisciplinary collaboration; (2) the effect of biological resources in Tiankeng on ecological restoration of desertification area outside Tiankeng; (3) the distribution of soil microbial community and their interaction with plants in Tiankeng; (4) the impact of environmental change on karst Tiankeng

---

基金项目：国家自然科学基金（31860023）；广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室（19-050-6）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860023); Fund of Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain (19-050-6)]。

作者简介：蒲高忠(1980 -)，博士，研究员，主要从事环境生态学研究，（E-mail）gzpu@gxib.cn。

[*]通信作者

ecosystem; (5) the assessment of the impact of tourism development on Tiankeng vegetation ecology.

Key words: karst Tiankeng, formation and evolution, vegetation ecology, China

不同于其他陆地地貌，喀斯特地貌由于其独特的发展模式和路径，使得其形成许多独特的自然景观，如峰林、峰丛、洞穴和喀斯特天坑（karst Tiankeng）等(Zhu & Chen，2006；Waltham，2009；Waele et al., 2011；税伟等，2015)。其中，喀斯特天坑（类似国内外" sinkhole, giant doline 或 collapse giant doline 等"，但并不完全一致）是近年来在喀斯特地区发现并命名的一类深陷地表的负地形地质奇观。由于受到四周岩壁的圈闭作用及地形的约束，喀斯特天坑底部的生境与外界环境相互独立，具有独特的水热条件，千万年来，喀斯特天坑内部形成了一种绝无仅有的原始小气候，孕育了丰富独特的动物、植物和微生物资源（Pu et al., 2017；B átori et al., 2011, 2017；蓝桃菊等，2017；Su et al., 2017），是部分动植物重要的避难所（Özkan et al., 2010；Su et al., 2017）。

作为天坑资源 "王国"， 我国天坑占有量达全世界的 70%，并保存有更为系统和完整的天坑演化链。我国近年来对喀斯特天坑的研究取得了一系列成果，且主要集中在以天坑的形态、形成与演化机制等地质学（Zhu & Chen, 2006；孟齐，2015）为主的研究以及动物（蒋志刚，2002；曾小飚和苏仕林，2013；洪增林等，2019）、植物（林宇，2005；范蓓蓓，2014；冯慧喆，2015；Su et al., 2017；Pu et al., 2017）和可培养微生物（邓春英和吴兴亮，2014；蒋智等，2014；蓝桃菊等，2017）、天坑旅游资源价值（黄保健等，2004；Zhu & Chen，2006；韦跃龙等，2010）、有机污染物在天坑中的沉降（奥拉马，2007；孔祥胜，2012）和天坑退化等方面（简小枚等，2018）。与国内相比，国外对天坑的研究主要集中在的大型漏斗（天坑）分类、地貌演化、发育条件、地质年代方面的研究（Palmer & Palme, 2005；Klimchouk, 2005；Waltham, 2009；Waele et al., 2011）。虽然国外对一些漏斗（doline 或 sinkhole）的生态学进行了一系列研究，但这些研究对象在形态、演化和环境等方面与天坑（tiankeng）明显不同。例如，Bátori et al.（2011, 2017, 2019, 2020）对一些漏斗（doline 或 sinkhole）的生态条件、植物区系和植被进行了深入研究，但这些漏斗的直径大多在 20~200 m、深度 15~25 m 之间，且与外部环境相互连通，严格来说属于洼地系统，而不适合归于天坑。

虽然近年来一些学者对喀斯特天坑研究进行了综述，但这些侧重点不同，例如：税伟等（2015）则主要从中国喀斯特天坑的形成、演化与发展、价值和开发与保护等主要议题进行了系统性的梳理与评述；Pu et al.（2017）主要对喀斯特天坑生态系统研究进展进行了综述；吴金等（2020）仅对贵州喀斯特天坑发育的地质背景、成因、类型及其分布规律现状进行综述；朱成豪等（2020）对天坑植被群落形成、天坑植被特征、天坑植被资源等进行概述。最近，随着更多和更大规模天坑的发现（汉中天坑群和那坡县天坑群），人们对其植被资源和生态系统演化等方面进行了大量研究（黄保健等，2018；Pu et al., 2019；罗奕杏等，2020；洪增林等，2020；蒋强等，2020；付垒和洪增林，2020；唐启明等，2020；朱成豪等，2020；吴金和张朝辉，2020；唐健民等，2020）。基于此，本文对我国喀斯特天坑全面和最新研究成果进行系统性的梳理与评述，这不仅有助于加深我们对喀斯特天坑的全面认识，而且为其合理开发、保护和科学利用以及喀斯特石漠化修复等方面都具有重要意义。

1 中国喀斯特天坑的命名和分布特征

喀斯特天坑（karst Tiankeng）一词首先由我国学者朱学稳首次提出，并定义为发育在碳酸盐岩层中，从地下通向地面，四周岩壁峭立、深度与平面宽度(口部或底部) 从百米至数百米以上，底部与其发育期的地下河连接的陷坑状负地形（图 1：a，b）（朱学稳等，2003，2006）。但是随着 2016 年汉中天坑群的发现，Gunn（2019）认为该天坑定义不能严格解释

汉中天坑，因此修改为：“天坑”是指宽度和深度均超过 100 m、直径与深度之比较小（一般在 0.5 到 2.0 之间)、周长连续且有垂直或亚垂直壁的岩溶封闭洼地，这些洼地主要由塌陷形成的地下空洞构成。形成于碳酸盐岩中的喀斯特天坑通常可分两种基本类型，即塌陷天坑(collapse Tiankeng) 和侵蚀天坑(erosional Tiankeng)，但在分布的广泛性和数量方面，塌陷天坑占绝对优势（朱学稳等，2003）。

截至目前，全世界发现的天坑大约有 310 个，我国约 220 个（图 2），全球十大天坑中，中国占了 9 个（表 1）（朱学稳等，2003；黄保健等，2018；罗乾周等，2019）。中国天坑主要分布在广西的西部和北部，陕西汉中，贵州中部、南部、西部和西北部地区，云南西南、东北和东南部，湖南西北，重庆东北部和南部，湖北西南以及四川东南 （黄保健等，2018；洪增凌林等，2019；吴金和张朝辉，2020；任娟刚等，2020）。其中分布于广西、陕西、贵州和云南的天坑数量占全国总天坑数的 69%以上（黄保健等，2018）。广西天坑主要分布于桂西的乐业、凤山和巴马等县，桂北和桂东北的环江、罗城与桂林市等地（黄保健等，2018）；天坑数量 88 个，其中超级天坑有 7 个，而大石围天坑群属于世界最大天坑群 （黄保健等，2018）。陕西汉中天坑主要总体呈东西向带状分布于扬子地块北缘,集中分布于宁强禅家岩、南郑小南海、西乡骆家坝、镇巴三元四个区域，是湿润热带-亚热带最北端首次发现的天坑；天坑数量 45 个，其中超级天坑 2 个、大型天坑 7 个（罗乾周等，2019；洪增凌林等，2019）。贵州天坑主要分布于中部、南部、西部以及西北部一带；天坑数量 25 个，从南到北和从西向东均呈逐渐减少趋势；原生天坑大多分布在黔南以及黔西北一带，退化天坑及成熟天坑主要以黔西北分布为主（贺卫等，2011；吴金和张朝辉，2020）；其中打岱河天坑是已知世界最大的天坑，南北走向长度 1 800 m，东西直径 1 700 m，天坑深 543 m，底部面积 80 万平方米（表 1）。



a. 天坑示意图；**b**. 天坑俯视图（大石围天坑）；**c**. 坑底植被（神木天坑）；**d**. 坑内生态环境（交乐天坑）。

a. Schematic diagram of Tiankeng; **b**. Top view (Dashiwei Tiankeng); **c**. Vegetation characteristics at the bottom (Shengmu Tiankeng); **d**. Ecological environment in the Tiankeng (Jiaole Tiankeng).

图 1 典型喀斯特天坑

Fig. 1 Typical karst Tiankeng

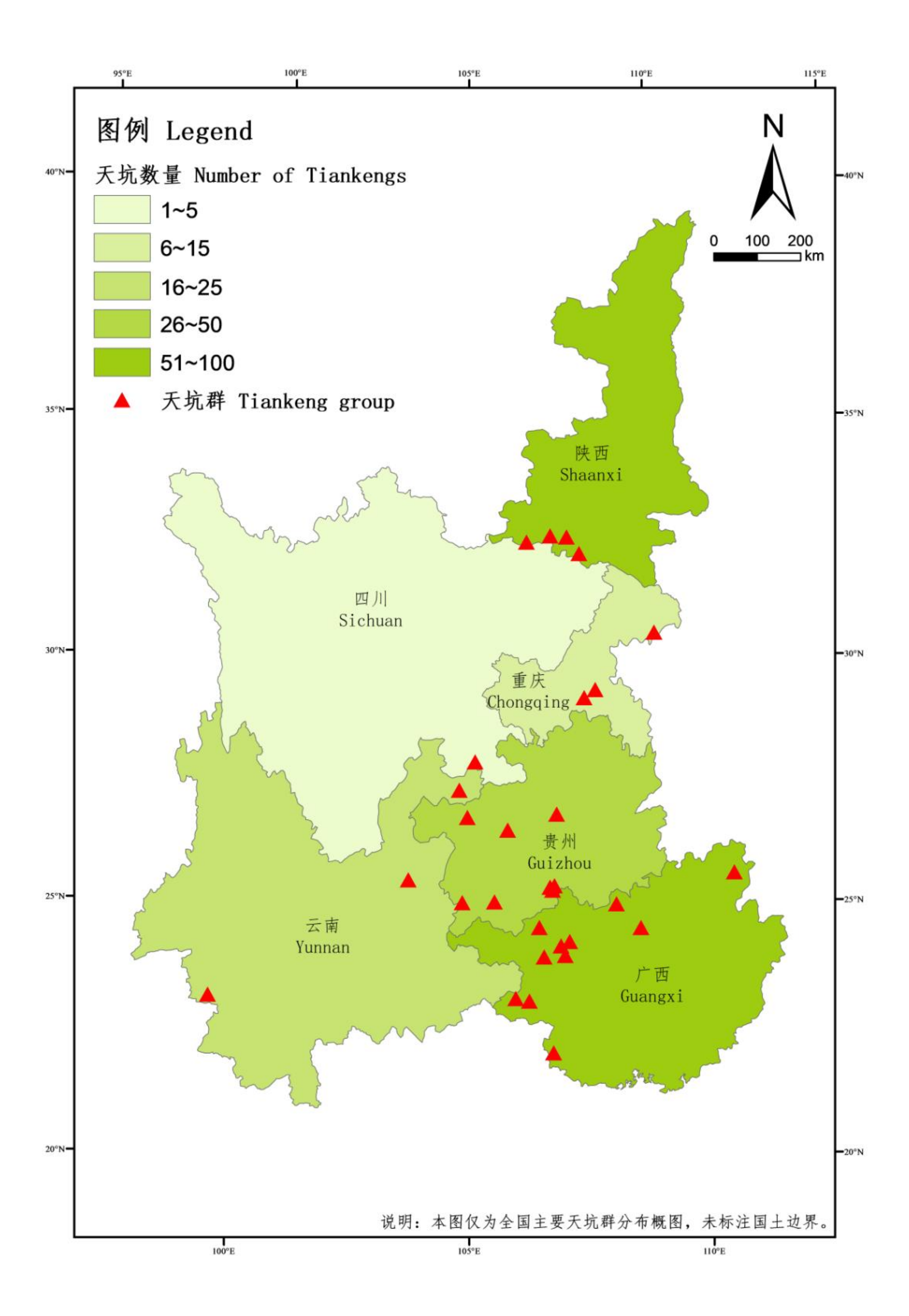


图 2 中国喀斯特天坑分布图

Fig. 2 Distribution map of karst Tiankeng in China

表 1 世界前十天坑特征

Table 1 Features of the top ten Tiankengs in the world

序号 SN	天坑名称 Tiankeng name	天坑容积 Volume of Tiankeng（Mm^3）	坑口大小 Size of opening 长/宽 Length/width (m)	平均深度 Average depth（m）	天坑生态特征 Ecological characteristics of Tiankeng	国家/地区 Nation/Area
1	打岱河 Dadaihe	300	1 800/1 700	543	坑底河流纵贯，河岸至绝壁依次被草本和原始植被 An open river runs through the floor of the Tiankeng, which is surrounded by herbaceous and primitive vegetation in turn	中国贵州 China, Guizhou
2	小寨 Xiaozhai	119	625/535	587	垂向上为双层嵌套结构，草灌为主 Vertically, it is a double-layer nested structure, mainly composed of herbs and shrubs	中国重庆 China, Chongqing
3	号龙 Haolong	110	800/600	345	该天坑东南部被开垦种田，其余地方植被茂密 Its southeastern half is exploited as fields and the rest is densely forested	中国广西 China, Guangxi
4	大石围 Dashiwei	75	600/420	562	该天坑被垂直的悬崖所包围,坑底密被森林 It is surrounded by vertical cliffs and its floor is covered by flourishing forest	中国广西 China, Guangxi
5	交乐 Jiaole	67	750/400	304	地下河在天坑内暴露超过200 m，其周围依次密被草本和原始植被 An open river is exposed to daylight for more than 200 m in the Tiankeng, which is surrounded by herbaceous and primitive vegetation in turn	中国广西 China, Guangxi
6	Lus è	61	800/600	237	其底部被崩塌的残骸和茂密的森林所覆盖，没有可见的河流,其边坡已经退化 It is floored by breakdown debris and dense forest with no visible river and its side	巴布亚新几内亚 The Independent State of Papua New

					slopes are degraded	Guinea
7	小岩湾 Xiaoyanwan	40	625/475	213	坑内草本为主，灌木矮小 The Tiankeng is mainly composed of herbs and shrubs	中国四川 China, Sichuan
8	中石院 Zhongshiyuan	35	565/555	145	坑底为农舍田地，边缘斜坡植被茂密 The bottom of the Tiankeng are farmhouses and fields, with dense vegetation on the edge debris fan	中国重庆 China, Chongqing
9	流星 Liuxin	33	530/380	252	坑底为退耕地，边缘植被茂密 The bottom of the Tiankeng is abandoned farmland, and the edge vegetation is dense	中国广西 China, Guangxi
10	青龙 Qinlong	32	520/200	235	坑底河流纵贯东西，草本为主 An open river runs through the east and the west in the Tiankeng, which is mainly composed of herbs	中国重庆 China, Chongqing

注：根据朱学稳等，2003；刘杰等，2012；税伟等，2015；洪增林等，2019；吴金等，2020。部分根据野外调查进行了修改。

Note: According to Zhu et al., 2003; Liu et al., 2012; Shui et al., 2015; Hong et al., 2019; Wu et al., 2020. Some are modified according to our field investigations.

2 中国喀斯特天坑的发育、成因及演化

2.1 中国喀斯特天坑的发育地层

碳酸盐岩层是喀斯特地貌发育的物质基础（陈伟海等，2004），纵览国内外喀斯特天坑的发育，因其形态、规模和外部条件等的不同，其发育地层也不一致。国外已被确认的28处天坑均发育在白垩系，甚至更新的地层中（罗乾周等，2019）。我国喀斯特天坑多发育在古老而坚硬的碳酸盐岩地层中，少数发育在不同地层岩性组合地层中。例如：广西的天坑发育主要为二叠系质纯层厚石灰岩，次为泥盆和石炭的碳酸盐岩地层中（黄保健等，2018）；贵州喀斯特天坑的发育地层以早三叠系统永宁镇组、夜郎组地层为主，次为三叠统厚层块状灰岩、中石炭统及下二叠统厚层块状灰岩地层等（贺卫等，2011；吴金等，2020）；汉中天坑群喀斯特地层以中-晚二叠世吴家坪组、阳新组为主，早三叠世大冶组次之（罗乾周等，2019）。

2.2 中国喀斯特天坑的形成与演化

喀斯特天坑的形成是一个复杂的过程，是内外营力的共同作用结果,但其形成与演化机制至今并没有定论。国内学者有较为一致的观点，认为我国喀斯特天坑主要为塌陷型天坑，少数为侵蚀性(或冲蚀)型天坑（税伟等，2015）。塌陷型天坑是地下深处的碳酸盐岩层遭受地下能量（主要是地下河道） 不断输出，产生渐进式崩塌，直至整个地下空间出露于地表而形成的（Zhu & Chen, 2005），我国大多数天坑属于此类，如广西大石围天坑群、贵州打岱

河天坑群和重庆奉节小寨天坑等。侵蚀性(或冲蚀)天坑则是在可溶性岩层的包气带中，由地表水流（主要属外源水） 的集中冲蚀（侵蚀） 与溶蚀作用形成的（Zhu & Chen, 2005），如重庆武隆的箐口天坑（Zhu & Chen, 2005）。塌陷、侵蚀两类天坑,虽在成因方面有重大差异，但在发育环境或形成条件方面却有许多基本的共同点（朱学稳和陈伟海，2006）。

即使同一类天坑类型（塌陷型或冲蚀型），由于其地域环境不同，天坑的形成与演化也存在较大的差异。广西各时代地层发育齐全，类型均为塌陷型天坑，发育状态从地下河发育阶段到停止发育的漏斗阶段，形态从小型到超巨型，因而广西天坑保存有更为系统和完整的演化链（黄保健等，2018；韦跃龙等，2018）。贵州天坑的形成原因是由于堆积碎石的侵蚀、总体构造的摇摆性及其两者在作用上的相互综合，包括两类：一是由于地下水流溶蚀崩塌作用形成的塌陷型天坑，如打岱河天坑群和织金洞天坑群；二是因地面水流溶蚀冲蚀作用形成的冲蚀型天坑（吴金等，2020）。陕西汉中天坑群类型也分为塌陷型天坑和冲蚀型天坑（洪增林等，2019），不同于广西和贵州天坑发育的方面：陕西汉中天坑的发育主要是受不同方向断裂、褶皱和节理裂隙控制所致，经历了从二叠纪-三叠纪沉积物堆积、印支期板块后碰撞造山、燕山期地壳频动升降和喜马拉雅期地壳差异抬升四个阶段的地质构造演化过程（罗乾周等，2019）。国内其他天坑的发育也各有其特点，因其不同地质时期、地质地理背景、方向、规模和强度等的不同，其形态和演变过程也各异（朱学稳和陈伟海，2006）。

国外一些学者从专业知识的演绎分析、归纳总结和经验判断提出不同的天坑形成假说，如洞穴削顶学说（Klimchou, 2005）、水力学（Palmer et al., 2005）、演化论（Waltham, 2005）和洼地论（White WB & White EL, 2005）等。然而，由于环境变化的动态特征，天坑的成因在不同环境中受多种因素作用，上述不同假说只能解释部分天坑的成因，因而把不同条件下发育的不同形态天坑归纳到一个演化系列假说之中是不现实的。

3 中国喀斯特天坑生态学研究

喀斯特生态系统通常被认为是一个脆弱的生态系统，人类活动影响加剧了其诸如石漠化、肥力资源下降、土壤侵蚀、生物多样性丧失、生境破碎化和土地退化等一系列生态环境问题。喀斯特天坑作为喀斯特生态系统中一种独特的生境，其四周圈闭、底部的生境与外界环境相互独立、具有更多的水和养分并且能产生更高的湿度和土壤湿度，千万年来在天坑内部形成了一种绝无仅有的原始小气候，孕育和保护了丰富独特的动物、植物和微生物资源(图1：b，c)，是部分动植物重要的避难所（Özkan et al., 2010；Bátori et al., 2011, 2013；Su et al., 2017；Pu et al., 2017）。这不仅为生物学研究者提供天然的科研场所，也为物种多样性、基因多样性和退化喀斯特地区的科学研究和植被重建提供了遗传库和可能性。作为天坑生态系统结构与功能稳定的重要维持者和天坑景观的主要构成者，天坑植被生态自天坑发现以来就成为研究者关注的主要焦点。截至目前，对天坑生态系统的研究极大多数都集中在天坑植被分布演化及环境适应等方面（Pu et al., 2017；朱成豪等，2020；吴金和张朝晖，2020）。

3.1 植被生态学

由于喀斯特天坑的隐蔽性、偏僻性和不易到达性等特点，目前有关天坑生态学方面的研究的主要集中在一些可达性较强的天坑，而这些研究中多数集中在植被生态学方面。截至目前，研究较多的天坑群有广西大石围天坑群（林宇，2005；范蓓蓓，2014；冯慧喆，2015；苏宇乔，2016）、四川兴文天坑群（刘守江，2009）和云南沾益天坑群（李伟云等，2001；陈毅萍，2018；税伟，2018；简小枚，2018；朱粟锋，2020）以及一些特殊植被类群，如药用、蕨类、苔藓和观赏植物等的分布与演化方面的研究（黄珂等 2011；苏仕林等 2011，2012a，b；和太平等，2004；李小芳等，2018；唐健民等，2020；罗奕杏，2020）。

3.1.1 喀斯特天坑内植被多样性

对原生天坑、成熟(典型、活动)天坑内植被多样性研究结果表明，天坑内植被多样性和

丰富度不仅受坡向和坡位的影响，还受到微生境特征的影响（范蓓蓓，2014；林宇，2005；Su et al., 2017；吴金等，2019；Bátori et al., 2019；朱粟锋等，2020；李小芳等，2020；罗奕杏等，2020）。范蓓蓓(2015)对大石围天坑群植被多样性和丰富度研究发现低坡位植被多由耐阴物种组成，物种多样性和丰富度较高，而高坡位则多由喜阳物种组成，物种多样性和丰富度较低；阳坡植被多样性和丰富度则高于阴坡。由于地形部位和光热条件等不同，天坑内会形成不同的微生境，导致天坑内植被多样性及其丰富度均高于天坑外（林宇，2005；Su et., 2017；吴金等，2019）。与天坑外植被相比，天坑内植被群落在立木结构、物种丰富度和多样性、物种优势度等方面显著优于天坑外植被群落（Su et al., 2017；陈毅萍，2017），其特点为多样性高、独特性和原生性强，并保存了一些古老（如桫椤）和独特（如冷适应植物，cool-adapted plants）的植物种类，成为退化山地中乡土植物区系的“避难所 (refugia)”（Bátori et al., 2017；Su et al., 2017；沈利娜等，2019；李小芳等，2020）。此外，部分天坑由于圈闭性较差，受人为干扰严重，形成退化天坑（朱学稳等，2003）。这类天坑底部一般为草本植被为主或被开垦为农田等，坑坡植被则保留比较完好，但微气候环境使坑口与坑坡植被差异明显（简小枚等，2018；朱粟锋等，2020）。然而，随着天坑的退化，天坑植被群落会逐渐趋同于坑外植被群落（陈毅萍，2017）。

3.1.2 喀斯特天坑间植被多样性

对同一类型植物（如苔藓植物）在不同天坑生境分布特征研究发现，苔藓植物的数量和分布受大尺度和小尺度环境因子的影响(李承义等，2019；Li et al., 2019, 2020a; Liu et al., 2019)。Liu et al.（2019）对比研究了 5 个天坑苔藓植物，结果发现由于冠层密度、光照和坡位的相互作用共同形成了一个自然梯度，导致苔藓植物的垂直分布发生变化明显。此外，因天坑底部水资源丰富、光照强度低，导致其对对苔类植物有很好的保护作用，表明苔藓植物的分布不仅受温度、湿度等微生境因子的影响，还受地形因子的影响。

原生天坑和受人为干扰的退化天坑植被类型差异显著。陈毅萍（2017）对沾益天坑群植被特征研究发现：退化天坑坑底草本层物种多样性从中心向边缘呈现一定的“逆洼地效应”，与原生天坑坑内乔木层物种多样性具有相同水平分布特征，但原生天坑灌木层物种多样性从坑中心到边缘则具有“洼地效应”。

不同演替阶段（早、中和晚期）的天坑内植被类型差异明显，如早期天坑植被类型主要是藻类、地衣、苔藓、蕨类、草本植物和阴生灌木类，中期天坑内植被群落组成多为耐阴物种且乔木种类居多，而后期则多为喜阳物种且乔木种类居多（范蓓蓓，2014；冯慧喆，2015；唐健民等，2020a, b）。

3.1.3 环境因素对喀斯特天坑植被多样性的影响

对天坑内植被的多样性及其在不同天坑中的演化研究发现，天坑内森林群落类型表现出多样、复杂、相似性较低和重现性差等特点，其中坡向、坡位、海拔、气温、土壤湿度和人为干扰等（林宇，2005；Özkan et al., 2010；Bátori et al., 2011；范蓓蓓，2014；冯慧喆，2015；Su et al., 2017；简小枚等，2018；Liu et al., 2019）和天坑的大小（Batori et al.，2011b）因素会对天坑内植被分布格局产生较大的影响。林宇（2005）对大石围天坑群的研究发现，地形、人为干扰和水分因子是造成天坑内植被群落变化的主要因素。对天坑内苔藓类植物研究发现，苔藓类植物的数量和分布受大尺度和小尺度环境因子的影响：苔藓类群落物种数随天坑深度加深呈增加趋势（李承义等，2019；李小芳等，2020）或呈波形变化（罗奕杏等，2020），且其分布主要受光照、温度、湿度、林冠郁闭度以及人为干扰度等的影响（吴金等，2019；李小芳等，2020）；自然塌陷区苔藓植物丰富度显著高于受旅游影响的农田塌陷区苔藓植物丰富度，其中土壤水分可能是影响天坑内苔藓植物丰度分布的重要因素之一（Liu et al., 2019）。郭平平等（2019）发现，退化天坑内土壤养分铵态氮、速效钾、有效磷对天坑内草灌层分布影响最显著。

3.2 动物生态学

动物是生态系统中最活跃、最具吸引力的组成部分，喀斯特地区地貌复杂，生境多样，动、植被种类丰富而独特，其中喀斯特天坑因其独特的圈闭生境，孕育和保护了丰富独特的动、植被资源。截至目前，对喀斯特天坑区域动物调查研究主要集中在重庆奉节天坑地缝风景区（蒋志刚，2002）、广西乐业大石围天坑风景区（Devue, 2002；黄保健等，2004；Tong et al., 2007；曾小飚和苏仕林，2012, 2013）和汉中天坑群分布区（洪增林等，2019）。例如，蒋智等（2014）在天坑地缝风景区发现脊椎动物 449 种，其中濒危动物 60 种；曾小飚和苏仕林（2012）对大石围天坑群风景旅游区爬行动物资源现状进行了调查，发现该区域珍稀濒危及保护物种较为丰富（42 种），其中分布有国家一级重点保护野生动物蟒蛇(*Python molurus*)、国家二级重点保护野生动物山瑞鳖(*Palea steindachneri*)以及被列入《国家保护的有益的或者有重要经济、科学研究价值的陆生野生动物名录》爬行动物 40 种；汉中天坑群分布区鱼类有 8 种、爬行类动物 31 种、鸟类 142 种、兽类 61 种、昆虫及其它无脊椎动物 703 种（洪增林等，2019）。这些研究包括整个天坑分布区，但对具体天坑内动物调查资料有限。即使如此，也发现一些珍稀或特有物种，如鼯鼠（*Petaurista alborufus*）、张氏贝尔蛛（*Belisana zhangi* sp. nov.）、斑灵猫（*Prionodon pardicolor*）、白鹇（*Lophura nycthemera*）和透明盲鱼（*Sinocyclocheilus hyalinus*）等（Pu et al., 2017）。

3.3 微生物资源与利用

土壤微生物是地球上多样性最高、物种最丰富的生物类群之一，参与了包括驱动土壤有机质的分解、腐殖质的形成、土壤养分（氮、磷等）的转化和循环等的几乎所有的物质转化过程（褚海燕等，2017；Delgado-Baqueriz et al., 2018）。虽然已有大量对土壤微生物生物地理分布格局以及模式的研究，但这些研究主要集中在草原、森林、农田和湿地等生态系统中，以及一些喀斯特生态系统中常见生态环境中土壤微生物的空间分布方面的研究（He et al., 2008；Chen et al., 2012；Kn ab et al., 2012；Yun et al., 2016），鲜有对喀斯特生态环境中的一些独特生境，如喀斯特天坑土壤微生物方面的研究。而作为喀斯特生态系统中重要的组成部分，喀斯特天坑中保存了丰富、古老和许多特有的动植被资源，一旦遭受破坏将是毁灭性的（Pu et al., 2017）。而对于微生物资源的分布情况及其在喀斯特天坑生态系统中的作用机制我们知之甚少。前期对喀斯特天坑内微生物的研究主要集中在大型真菌种类分布及其资源调查（邓春英和吴兴亮，2014）和天坑内植物根部可培养真菌的研究。如蓝桃菊等（2017）发现从大石围天坑群土壤中提取的部分深色有隔内生真菌菌株对提高植物抗旱性和生长具有正向作用，蒋智等（2014）发现天坑土壤中存在对角蛋白酶高产菌株，其对羽毛蛋白降解效果最好。近年来，Pu et al.（2019）对典型喀斯特天坑(神木天坑)土壤中细菌多样性分布格局及其驱动因子进行了研究，发现天坑内土壤有机碳、氮和钙总量明显高于天坑外土壤，但钾、镁和铯等元素含量反而较低（孔祥胜等，2012）。该研究首次对天坑细菌进行了通过高通量测序研究，发现来自神木天坑不同位置的样本在 OTU 水平的细菌组成差异显著，具有较高的生境异质性（Pu et al., 2017）。虽然 5 个样点中优势门都是 Proteobacteria、Acidobacteria、Actinobacteria 或 Chloroflexi，但这些门的相对丰度随取样地点的不同而产生较大差异。天坑内细菌多样性与植被多样性分布特征并不一致，表明控制其分布的关键因子可能与植物的不一致性。相关分析表明，微气候(土壤湿度和温度)、土壤 pH 值和坡度是控制神木天坑细菌群落组成的关键因子。总之，该研究结果首次展示了喀斯特天坑系统细菌群落异质性分子证据，揭示了微生境在预测喀斯特天坑生态系统微生物分布中的重要性。

4 环境变化和人为干扰对我国喀斯特天坑的影响

在中国西南部的一些地区，喀斯特天坑经历了旅游业的发展或人为的破坏，随之而来的是原有景观的迅速退化。而天坑的退化往往会导致植被的同质化，从而降低了区域生物多样

性（Su et al., 2017；Bátori et al., 2019）。虽然喀斯特天坑为一些物种提供了庇护所，但是，随着全球环境变化和人类干扰活动的加剧，喀斯特地区的许多物种已经退化或消失（Pu et al., 2017），喀斯特天坑生态系统也难免受环境变化的影响，导致天坑作为"避难所"的价值正在逐渐下降。孔祥胜和祁士华（2013）对大石围天坑中多环芳烃的环境存在特征进行了研究，发现在天坑土壤、地下河和空气中均存在不同程度多环芳烃污染，并认为大气干湿沉降物是岩溶地区土壤和地下河中 PAHs 的主要来源，天坑明显地展现了持久性有机污染物"冷陷阱"效应（孔祥胜等 2012）。对大石围天坑群有机氯农药的大气干湿沉降研究结果显示，有机氯农药(主要为 DDTs、HCHs、硫丹、顺式-氯丹、六氯苯等)沉降通量的空间分布为东垭口＞南垭口＞北哑口＞西峰，与风的进出口密切相关，不同季节的沉降通量也存在显著差异（孔祥胜等，2013）。对农业耕种干扰后的号龙天坑研究发现，从农业区到草地，随着深度的增加，苔藓植物物种多样性表现为农业区<森林区<草地区分布特征，而这种分布格局受环境因子、重金属和 As 的影响较为显著（Li et al., 2020b)。这些研究表明，虽然天坑远离人类活动剧烈区域，但其脆弱的生态环境仍然会受环境变化的强烈影响。

5 存在问题与展望

5.1 存在的问题

虽然喀斯特天坑的发现和研究已经近 20 年了，但是前期研究在地质学方面主要以宏观定性、经验判断、假说推论、描述归纳为主，而基于科学实验所采集的数据来开展相关研究的工作很少；在生态学方面主要以个别天坑或地区为研究对象，并以植被多样性及其演化和种间关系的研究为主，而对天坑内地下部分生态学过程并不清楚，尤其是涉及能量和物质转化与循环等重要的生态学过程的研究很少；在环境变化对天坑生态系统影响方面也仅见少数几个报道，而天坑作为较脆弱的生态系统，一旦破坏很难再恢复。可见，前期这些研究内容分散、零碎、系统性差、尺度小，各个学科之间缺乏联系和融合。

5.2 展望

5.2.1 系统性、大尺度和多学科联合探究天坑成因及其植被生态系统演化规律

喀斯特天坑作为一种独特的负地形，具有独特的水热条件，千万年来，喀斯特天坑内部形成了一种绝无仅有的原始小气候，形成一种独特的生态系统。虽然天坑的形态多种多样，但其在形成和发育以及天坑生态系统的演化方面可能存在类似的形成机理，而要探索这些形成机理，需要进行不同区域尺度天坑进行系统研究，尤其是作为天坑生态系统的主要主导者的植被生态系统的演化。此外，开展包括大气圈、岩石圈、生物圈和水圈，甚至包括人类圈的物质与能量流动的规律多学科研究，将有利于推动天坑研究的宏观与微观研究相结合、单因素研究与多因素研究相结合以及自然过程与人文过程研究相结合。

5.2.2 天坑内生物资源对坑外荒漠化地区生态修复作用及其机制

由于喀斯特生态系统比较脆弱，受环境变化和人类活动的影响，脆弱的喀斯特生境逐渐退化，进而导致生物多样性下降。由于喀斯特天坑可能保存了很久以前的较为完整的生态系统，具有比天坑外更为丰富的生物资源，可能会为喀斯特石漠化修复提供了新的方向。可见对天坑生态系统展开系统和深入研究，包括微生物资源，碳、氮、磷转化以及土壤-微生物-植物相互关系的研究，将有可能为我们解决喀斯特石漠化修复这一重大挑战提供新的方向。

5.2.3 天坑土壤微生物分布规律及其与植物互作机制

前期对天坑生态系统方面的研究主要集中在该生态系统的地上部分的研究，而对天坑内地下部分生态学过程并不清楚，尤其是涉及能量和物质转化与循环等重要的生态学过程的参与者-土壤微生物的多样性、生物地理分布格局及其驱动机制和土壤微生物的代谢功能等特征，从而限制了我们对天坑生物多样性的产生、生态系统功能的演变方向的预测、碳氮循环和维持机制等的深入认识。开展土壤微生物群落的结构和代谢功能的研究,对我们深入挖掘

土壤中的未知生物资源，深刻理解土壤中微生物多样性的产生、陆地生态系统功能的演变方向的预测和碳氮循环和维持机制等都具有重要意义。

5.2.4 环境变化对喀斯特天坑生态系统的影响效应

前期在环境变化对天坑生态系统方面的研究主要集中在农业耕种和少数有机物（如多环芳烃和农药）在喀斯特天坑生态系统中分布特征研究，而对于增温、氮沉降和化学污染物等对天坑生态系统的影响我们并不清楚。因此开展不同环境变化条件下（如酸雨、重金属污染和新型污染物）天坑生态系统响应机制及其变化，对全面提升天坑生态效应基础研究与生态风险管理水平方面都具有重要意义。

5.2.5 旅游开发对天坑植被生态系统的影响评估

天坑植被生态系统作为天坑生态系统中最主要的一环，对天坑旅游景观和生态环境具有不可替代作用，且一旦破坏，将无法恢复。因此，对天坑进行综合研究基础上，评估旅游开发对天坑植被生态系统的影响，并拟定相关法律法规，对天坑资源进行综合规划、合理开发，避免急于求成而耗损或破坏资源的低层次开发，以综合生态观点开发天坑风景区，保证旅游经济增长与资源保护良好的有效协调与相得益彰，促进人与自然和谐发展。

参考文献：

AO LM, 2007. Distribution, sources and transportation of polycyclic aromatic hydrocarbons and organochlorine pesticides in tiankeng group, south China [D]. Beijing: China University Geosciences. [奥拉马，2007. 中国南部天坑群中多环芳烃和有机氯农药的分布，来源及其迁移特征[D]. 北京：中国地质大学.]

BÁTORI Z, GALLÉ R, ERDŐS L, et al., 2011a. Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary) [J]. Acta Bot Croat, 70(2): 147-155.

BÁTORI Z, KORMOCZI L, ERDŐS L, et al., 2011b. Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain, and wet-woodland plant species under sub-Mediterranean climate: A case study from southern Hungary [J]. J Cave Karst Stud Natl Speleol Soc Bull, 74(1): 127-134.

BÁTORI Z, VOJTKÓ A, FARKAS T, et al., 2017. Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia [J]. Ann of Bot, 119: 301-309.

BÁTORI Z, VOJTKÓ A, MAÁK IE, et al., 2019. Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla [J]. Sci Rep, 9(1): s41598.

BÁTORI Z, VOJTKÓ A, KEPPEL G, et al., 2020. Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines [J]. Biodivers Conserv, 29(2): 503-525.

CHEN WH, ZHU XW, ZHU DH, et al., 2004. Karst geological relics and development of Xiaozhai tiankeng and Tianjinxia fissure gorge, Fengjie, Chongqin [J]. J Mt Sci, 22(1): 22-29. [陈伟海，朱学稳，朱德浩，等，2004. 重庆奉节天坑地缝喀斯特地质遗迹及发育演化[J]. 山地学报，22（1）：22-29.]

CHEN XB, SU YR, HE XY, et al., 2012. Soil bacterial community composition and diversity respond to cultivation in Karst ecosystems [J]. World J Microbiol Biotechnol, 28(1): 205-213.

CHEN YP, 2017. Biodiversity of karst tiankeng in South China: A case study of the plant communities in Zhanyi tiankengs, Yunnan [D]. Fuzhou: Fuzhou University. [陈毅萍，2017. 中国南方喀斯特天坑生物多样性研究-以云南沾益天坑植物群落为例[D]. 福州：福州大学.]

CHEN YP, JIANG C, JIAN XM, et al.，2018. Spatial distribution characteristics of grassland plant communities in a moderately degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan [J]. Acta Ecol Sin, 38(22):

134-147. [陈毅萍，江聪，简小枚，等，2018. 云南沾益中度退化天坑草地植物群落水平空间分布特征[J]. 生态学报，38（22）：134-147.]
DELGADO-BAQUERIZO M, OLIVERIO AM, BREWER TE, et al., 2018. A global atlas of the dominant bacteria found in soil [J]. Science, 359(6373): 320-325.
DENG CY, WU XL, 2014. The component and assessment of macro-fungi in Leye County, Guangxi Autonomous Region, China [J]. Guizhou Sci, 32(4): 1-18. [邓春英，吴兴亮，2014. 广西乐业县大型真菌种类及其资源评价[J]. 贵州科学，32（4）：1-18.]
DEUVE T, 2002. Deux remarquables Trechinae anophtalmes des cavités souterraines du Guangxi nordoccidental, Chine (Coleoptera, Trechidae) [J]. Bull de la Société entomolo de France, 107 (5): 515-523.
FAN BB, 2014. The study on characteristics and succession of karst tiankeng community in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [范蓓蓓，2014. 广西大石围天坑群天坑植物群落特征及演替研究[D]. 桂林：广西师范大学.]
FENG HZ, 2015. The study on origin and evolution of karst tiankeng flora in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [冯慧喆，2015. 广西大石围天坑群植物区系的起源和演化研究[D]. 桂林：广西师范大学.]
FU L, HONG ZL, 2020. Application of remote sensing technology in geological relics investigation of Tiankeng Group in Hanzhong, Shaanxi [J]. Miner Explor, 11(6): 1255-1262. [付垒，洪增林，2020. 遥感技术在汉中天坑群地质遗迹调查中的应用[J]. 矿产勘查，11（6）：1255-1262.]
GUNN J, 2019. Tiankeng (giant doline) definitions with particular reference to the hanzhong depressions, Shaanxi, China[J]. Cave Karst Sci, 46(2), 51-60.
GUO JJ, SHUI W, JIANG C, et al., 2019. Niche characteristics of understory dominant species of talus slope in degraded tiankeng [J]. Chin J Appl Ecol, 30(11): 3635-3645. [郭平平，税伟，江聪，等，2019. 退化天坑倒石坡林下优势物种生态位特征[J]. 应用生态学报，30（11）：3635-3645.]
HE TP, WEN XF, ZHANG GG, et al., 2004. Analysis of the resources of the wild ornamental plants and their scenery of landscape architecture from Dashiwei karst doline and cave cluster scenic spot in Guangxi [J]. J Guangxi Agric Biol Sci, 23(2): 159-163. [和太平，文祥凤，张国革，等，2004. 广西大石围天坑群风景旅游区野生观赏植物及其构景分析[J]. 广西农业生物科学，23（2）：159-163.]
HE W, LI B, QIAN Z, 2011. Tiankeng and formation process in Zhijin cave geopark [J]. Guizhou Sci, (03): 1-7. [贺卫，李坡，钱治，2011. 织金洞地质公园内的天坑及其形成过程[J]. 贵州科学，（03）：1-7.]
HE XY, WANG KL, ZHANG W, et al., 2008. Positive correlation between soil bacterial metabolic and plant species diversity and bacterial and fungal diversity in a vegetation succession on Karst [J]. Plant Soil, 307(1-2): 123-134.
HONG ZL, REN JG, LUO QZ, et al., 2019. Hanzhong tiankeng qun [M]. Xi’an: Publishing House of Shaanxi Normal University. [洪增林，任娟刚，罗乾周，等，2019. 汉中天坑群[M]. 西安：陕西师范大学出版总社.]
HONG ZL, REN JG, ZHANG YH, 2020. Exploration on the formation of karst geological relics in the Tiankeng cluster in Hanzhong Shaanxi [J]. J Shaanxi Univ Technol(Nat Sci Ed), 36(3): 81-87. [洪增林，任娟刚，张远海，2020. 陕西汉中天坑群岩溶地质遗迹形成探微[J]. 陕西理工大学学报(自然科学版)，36（3）：81-87.]

HUANG BJ, CAI WT, XUE YG, et al., 2004. Research on tourism resource characteristics of tiankeng group in Dashiwei, Guangxi [J]. Geogr Geo-Inform Sci, 20(1): 109-112. [黄保健，蔡五田，薛跃规，等，2004. 广西大石围天坑群旅游资源研究[J]. 地理与地理信息科学，20（1）：109-112.]

HUANG BJ, ZHANG YH, CHEN WH, et al., 2018. Karst tiankeng resource of Guangxi and its exploitation [J]. Guangxi Sci, 25(5): 567-578. [黄保健，张远海，陈伟海，等，2018. 广西岩溶天坑资源及其开发利用[J]. 广西科学，25（5）：567-578.]

HUANG K, XUE YG, SU SL, 2011. Investigation on the resuorce of *Cerasus* Mill. in the Dashiwei tiankeng group of Leye County [J]. Anhui Agric Sci Bull, 17(23): 55-57. [黄珂，薛跃规，苏仕林，2011. 大石围天坑群区樱花植物资源的调查[J]. 安徽农学通报，17（23）：55-57.]

JIANG Q, TANG JM, LUO YJ, et al., 2020. Preliminary study of pollination biology of *Bulbophyllum tianguii* in Leye yachang Laowuji tiankeng [J]. J Guangxi Acad Sci, 36(1): 96-100. [蒋强，唐健民，罗亚进，等，2020. 乐业雅长老屋基天坑天贵卷瓣兰传粉生物学研究[J]. 广西科学院学报，36（1）：96-100.]

JIAN XM, 2018. Ecological adaption of plants on karst tiankeng of south China: A case study of Zhanyi tiankeng, Yunnan [D]. Fuzhou: Fuzhou University. [简小枚，2018. 中国南方喀斯特天坑植物生态适应性研究-以云南沾益天坑为例[D]. 福州：福州大学.]

JIAN XM, SHUI W, CHEN YP, et al., 2018. Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China [J]. Chin J Appl Ecol, 29(2): 492-500. [简小枚，税伟，陈毅萍，等，2018. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系[J]. 应用生态学报，29（2）：492-500.]

JIAN XM, SHUI W, WANG YN, et al., 2018. Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: A case study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan, China [J]. Acta Ecol Sin, 38(13): 173-183. [简小枚，税伟，王亚楠，等，2018. 重度退化的喀斯特天坑草地物种多样性及群落稳定性——以云南沾益退化天坑为例[J]. 生态学报，38（13）：173-183.]

JIANG Z, LU B, ZHAN B, et al., 2014. Screening, identification and enzyme-producing conditions of strains with high keratinase yield [J]. Guizhou Agric Sci, 42(12): 139-141. [蒋智，陆兵，谌斌，等，2014. 角蛋白酶高产菌株的筛选鉴定及其产酶条件优化[J]. 贵州农业科学，42（12）：139-141.]

JIANG ZG, 2002. Biodiversity and its conservation in the Tiankeng-Difeng region [M]. Beijing: China Forestry Press. [蒋志刚，2002. 天坑地缝风景名胜区生物多样性研究与保护[M]. 北京：中国林业出版社.]

KLIMCHOU A, 2005. Cave un-roofing as a large-scale geomorphic process [J]. Cave Karst Sci, 32(2/3): 93-98.

KNÁB M, SZILI-KOVÁCS T, KISS K, et al., 2012. Comparison of soil microbial communities from two distinct karst areas in Hungary [J]. Acta Microbiol Imm H, 59(1): 91-105.

KONG XS, 2012. Environmental behaviour of persistent organic pollutants in a typical karst sinkhole—A case in Dashiwei Tiankeng Group in Guangxi, China [D]. Beijing: China University Geoscience. [孔祥胜，2012. 典型岩溶巨型漏斗中持久性有机污染物的环境行为研究[D]. 北京：中国地质大学.]

KONG XS, QI SH, 2013a. The existing conditions of PAHs in multimedium in typical karst area：A case in the Leye Tiankeng Group, Guangxi [J]. Carsol Sin, 32(2): 182-188. [孔祥胜，祁士

华，2013a. 典型岩溶区多介质中多环芳烃的环境存在特征——以广西大石围天坑群为例[J]. 中国岩溶，32（2）：182-188.]

KONG XS, QI SH, et al., 2013b. Atmospheric Deposition of OCPs in Dashiwei Karst Tiankeng Group in Guangxi [J]. Environ Sci Technol, 36(3): 42-49. [孔祥胜，祁士华，黄保健，等，2013b. 广西大石围天坑群有机氯农药的大气干湿沉降[J]. 环境科学与技术，36（3）：42-49.]

KONG XS, QI SH, SUN J, et al., 2012. Transport and differentiation of polycyclic aromatic hydrocarbons in air from Dashiwei karst sinkholes in Guangxi, China [J]. Chin J Environ Sci, (12): 4212-4219. [孔祥胜，祁士华，孙骞，等，2012. 广西大石围天坑中多环芳烃的大气传输与分异[J]. 环境科学，（12）：4212-4219.]

LAN TJ, CHEN YL, HUANG CM, et al., 2017. Community constituent of dark septate endophytic fungi in Dashiwei doline group and their effects on pioneer plants' drought resistance capability [J]. J Microb, 37(2): 26-34. [蓝桃菊，陈艳露，黄诚梅，等，2017. 大石围天坑群深色有隔内生真菌(DSE)群落组成及其对先锋植物抗旱能力的影响[J]. 微生物学杂志，37（2）：26-34.]

LI CY, ZHANG CH, WU J, et al., 2019. Distribution pattern of liverwort community in relation to environmental factors of caves in karst Tiankeng: A case study of Monkey-Ear Tiankeng of Guizou Province [J]. Chin J Ecol, 38(3): 129-137. [李承义，张朝晖，吴金，等，2019. 天坑洞穴群苔类群落分布规律与环境因子关系——以贵州猴耳天坑为例[J]. 生态学杂志，38（3）：129-137.]

LI CY, ZHANG ZH, LI XF, et al., 2019. Wang.Vertical distribution of liverwort communities and their relationship with environmental factors in a karst sinkhole in south-western China [J]. J Nat Hist, 53(47-48): 2975-2989.

LI CY, WANG ZH, ZHANG ZH, et al., 2020a. Bryophyte diversity, life-forms, floristics and vertical distribution in a degraded karst sinkhole in Guizhou, China [J]. Braz J Bot, 43: 303-313.

LI CY, WANG ZH, WU QM, et al., 2020b. Effects of environmental factors and heavy metals on the vertical distribution of bryophytes in sinkhole environment [J]. Plant Biol, 22 (5): 751-957.

LI WY, XIANG YH, DU Y, et al., 2001. Underground forest in the Zhanyi Lysimeter [J]. Sichuan For Exp Des, 23(2): 23-28.[李伟云，向艳辉，杜宇，等，2001. 云南省沾益天坑内的地下森林[J]. 四川林勘设计，23（2）：23-28.]

LI XF, ZHANG CH, LI CY, et al., 2018. Diversity of bryophytes in underground forest of Monkey-ear tiankeng [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(12): 176-185.[李小芳，张朝晖，李承义，等，2018. 贵州猴耳天坑地下森林苔藓植物多样性特征研究[J]. 西北植物学报，38（12）：176-185.]

LI XF, ZHANG CH, WANG ZH, 2020. Distribution of bryophyte communities along the vertical gradient of oversize sinkhole: A case study of Xiaozhai Tiankeng of Chongqing City, China [J]. Ecol Sci, 39(2): 20-26. [李小芳，张朝晖，王智慧，2020. 苔藓植物群落在重庆小寨天坑垂直梯度上的分布规律[J]. 生态科学，39（2）：20-26.]

LIN Y, 2005. Species diversity of karst Tiankeng forest in Dashiwei tiankengs, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [林宇，2005. 广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究[D]. 桂林：广西师范大学.]

LIU J, LI P, WU GM, 2012. Development characteristics of Dadaihe tiankeng cluster in Pingtang

County of Guizhou Province [J]. Guizhou Sci, 30(3): 27-31[刘杰，李坡，吴光梅，2012. 贵州省平塘县打岱河天坑群的发育特征[J]. 贵州科学，30（3）：27-31.]
LIU R, ZHANG ZH, SHEN JC, et al., 2019. Bryophyte diversity in karst sinkholes affected by different degrees of human disturbance [J]. Acta Soc Bot Pol, 88(2): 3620.
LIU SJ, ZHANG B, YANG QW, et al., 2009. Species composition and diversity of plant communities in Xiaoyanwan garden of Xingwen Karst National Geopark, Sichuan Province [J]. Subtrop Plant Sci, 38(1): 37-40.[刘守江，张斌，杨清伟，等，2009. 四川兴文石海小岩湾园区植物群落物种组成与多样性初探[J]. 亚热带植物科学，38（1）：37-40.]
LUO QZ, ZHANG JL, LI YC, et al., 2019. Formation conditions and distribution law of Tiankeng group in Hanzhong, Shanxi Province [J]. Carsol Sin, 38(2): 281-291. [罗乾周，张俊良，李益朝，等，2019. 陕西汉中天坑群形成条件与分布规律[J]. 中国岩溶，38（2）：281-291.]
LUO YX, TANG QM, XUE YG, 2020. Study on diversity charateristics of bryophytes in Chuandong Tiankeng, Guangxi [J]. J Guangxi Norm Univ(Nat Sci Ed), 38(5):104-111. [罗奕杏，唐启明，薛跃规，2020. 广西穿洞天坑苔藓植物多样性特征研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版)，38（5）:104-111.]
MENG Q, 2015. Methodological study on measurement of exposure age of Tiankeng by ^{36}Cl-AMS technique [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [孟齐，2015. 36Cl-AMS 技术对天坑暴露年龄测定的方法研究[D]. 桂林：广西师范大学.]
ÖZKAN, K, GULSOY S, MERT A, et al., 2010. Plant distribution-altitude and landform relationships in karstic sinkholes of Mediterranean region of Turkey [J]. J Environ Biol, 31(1-2): 51-60.
PALMER AN, PALMER MV, 2005. Hydraulic processes in the origin of tiankeng [J]. Cave Karst Sci, 32(2/3): 101-106.
PU GZ, LV YN, XU GP, et al., 2017. Research progress on Karst Tiankeng ecosystems [J]. Bot Rev, 83(1): 1-33.
PU GZ, LV YN, DONG LN, et al., 2019. Profiling the bacterial diversity in a typical karst tiankeng of china [J]. Biomolecules, 9(5): 187.
REN JG, HONG ZL, ZHANG YH, et al., 2020. A comparative study of Xiaonanhai tiankeng in Nanzheng, Shaanxi Province and Dashiwei Tiankeng Group in Leye, Guangxi Province [J]. Northwest Geol, 53(2): 298-307.[任娟刚，洪增林，张远海，等，2020. 陕西南郑小南海天坑群与广西乐业大石围天坑群对比研究[J]. 西北地质，53（2）：298-307.]
SHEN LN, HOU MF, XU WB, et al., 2020. Research on flora of seed plants in Dashiwei Karst Tiankeng Group of Leye, Guangxi [J]. Guihaia, 40(6): 751-764. [沈利娜，侯满福，许为斌，等，2020. 广西乐业大石围天坑群种子植物区系研究[J]. 广西植物，40（6）：751-764.]
SHUI W, CHEN YP, JIAN XM, et al., 2018. Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China [J]. Chin J Appl Ecol, 29(6): 1725-1735.[税伟，陈毅萍，简小枚，等，2018. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征——以云南沾益天坑为例[J]. 应用生态学报，29（6）：1725-1735.]
SHUI W, CHEN YP, WANG YW, et al., 2015. Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China [J]. Acta Geogr Sin, 70(3): 431-446. [税伟，陈毅萍，王雅文，等，2015. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望[J]. 地理学报，70（3）：431-446.]
SU SL, 2012. Medical Pteridophyta resources investigation in the area of Dashiwei tiankeng group of Leye County [J]. Hubei Agric Sci, 58(23): 5376-5380. [苏仕林，2012. 大石围天坑群区药用蕨类植物资源调查[J]. 湖北农业科学，58（23）：5376-5380.]

SU SL, HUANG K, MA B, 2012. Diversity study on Pteridophyte flora in the area of Dashiwei tiankeng group of Leye County [J]. Hubei Agric Sci, 51(5): 948-950.[苏仕林，黄珂，马博，2012. 广西乐业大石围天坑群区蕨类植物多样性研究[J]. 湖北农业科学，51(5)：948-950.]

SU SL, ZHANG TT, MA B, 2011. Investigation on the medicinal fern resources of Dryopteridaceae in Dashiwei tiankeng group [J]. J Anhui Agric Sci, 39(3): 18558-18560. [苏仕林，张婷婷，马博，2011. 大石围天坑群鳞毛蕨科药用蕨类植物资源调查[J]. 安徽农业科学，39（3）：18558-18560.]

SU YQ, TANG QM, MO FY, et al., 2017. Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China [J]. Sci Rep, 7: 4249.

SU YQ, XUE YG, FAN PP, et al., 2016. Plant community structure and species diversity in Liuxing tankeng of Guangxi [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(11): 2300-2306. [苏宇乔，薛跃规，范蓓蓓，等，2016. 广西流星天坑植物群落结构与多样性[J]. 西北植物学报，36（11）：2300-2306.]

TANG JM, ZOU R, ZHU CH, et al., 2020a. Investigation of Tiankeng resources and research of its plant resources application value in Guilin [J]. J Guangxi Acad Sci, 36(1): 24-29. [唐健民，邹蓉，朱成豪，等，2020a. 桂林天坑资源调查及其植物应用价值研究[J]. 广西科学院学报, 36（1）：24-29.]

TANG JM, NING WQ, ZHU CH, et al., 2020b. Geographical constituents and basic floristic characteristics of vascular plants in Dacao tiankeng of Guangxi Leye [J]. J Guangxi Acad Sci, 36(1): 37-44. [唐健民，宁莞权，朱成豪，等，2020b. 广西乐业大曹天坑维管植物地理成分及区系基本特征[J]. 广西科学院学报，36(1)：37-44]

TANG QM, WEI YM, LIU Y, et al., 2020. Eight new recorded species of bryophytes in Guangxi [J]. J Guangxi Acad Sci, 36(1): 30-36. [唐启明，韦玉梅，刘演，等，2020. 广西苔藓植物8个新记录种[J]. 广西科学院学报，36（1）：30-36.]

TONG YF, LI SQ, 2007. A new six-syed pholcid spider (Araneae philcidae) from Karst Tiankeng of Leye County, Guangxi, China [J]. Acta Zootax Sin, 32 (3): 505-507.

WAELE JD, GUTIÉRREZ F, PARISE M, et al., 2011. Geomorphology and natural hazards in karst areas: A review [J]. Geomorphology, 134(1–2): 1-8.

WALTHAM T, 2005. The tiankeng investigation project in China [J]. Cave Karst Sci, 2005, 32(2/3): 51-54

WALTHAM T, 2009. Fengcong, fenglin, cone karst and tower karst [J]. Carsol Sin, 35(3): 77-88.[Tony WALTHAM, 2009. 关于“峰丛”、“峰林”与“锥状喀斯特”及“塔状喀斯特”涵义的比较与认识（英文）[J]. 中国岩溶，35(3): 77-88.]

WEI YL, CHEN WH, HUANG BJ, 2010. Geological relics formation mechanism and model of the Leye National Geopark, Guangxi [J]. Acta Geogr Sin, 65(5): 580-594.[韦跃龙，陈伟海，黄保健，2010. 广西乐业国家地质公园地质遗迹成景机制及模式[J]. 地理学报，65（5）：580-594.]

WEI YL, LI CZ, CHEN WH, et al., 2018. Characteristics and formation and evolution analysis of the karst landscape of Guangxi [J]. Guangxi Sci, 25(5): 24-63.[韦跃龙，李成展，陈伟海，等，2018. 广西岩溶景观特征及其形成演化分析[J]. 广西科学，25（5）：24-63.]

WHITE WB, WHITE EL, 2005. Size scales for closed depression landforms: The place of tiankengs [J]. Cave Karst Sci, 32(2/3): 111-118.

WU J, ZHANG CH, 2020. Research status and prospect of karst Tiankengs in Guizhou Province

[J]. Carsol Sin, 39(1): 119-126. [吴金，张朝晖，2020. 贵州喀斯特天坑的研究现状与展望[J]. 中国岩溶，39（1）：119-126.]

YUN Y, WANG HM, MAN BY, et al., 2016. The relationship between pH and bacterial communities in a single karst ecosystem and its implication for soil acidification [J]. Front Microbiol, 7(485): 1955.

ZENG XB, SU SL, 2012. Investigation and study on the reptiles in Dashiwei karst doline and cave cluster scenic spot in Guangxi [J]. Chin Agric Sci Bull, 28(26):206-210. [曾小飚，苏仕林，2012. 广西大石围天坑群风景旅游区爬行动物的调查研究[J]. 中国农学通报，28(26) :206-210.]

ZENG XB, SU SL, 2013. Investigation and study on the amphibians in Dashiwei karst doline and cave cluster scenic spot in Guangxi [J]. Jiangsu Agric Sci, 41(3): 348-350. [曾小飚，苏仕林，2013. 广西大石围天坑群风景旅游区两栖动物资源调查[J]. 江苏农业科学，41（3）：348-350.]

ZHU CH, TANG JM, ZOU R, et al., 2020. Research progress on plant resources in Tiankeng [J] J Guangxi Acad Sci, 36(1): 1-4. [朱成豪，唐健民，邹蓉，等，2020. 天坑植物资源研究进展[J]. 广西科学院学报，36（1）：1-4.]

ZHU HY, WANG YF, SHI Y, et al., 2017. Current status and development trend of soil microbial biogeography [J]. Bull Chin Acad Sci, 32(6): 585-592. [褚海燕，王艳芬，时玉，等，2017. 土壤微生物生物地理学研究现状与发展态势[J]. 中国科学院院刊，32（6）： 585-592.]

ZHU LF, JIANG C, SHUI W, et al., 2020. Characteristics of vertical distribution of plant community on shady slope of inverted stone heap: A case study of Zanyi deep pond in Yunnan province [J]. Chin J Appl Ecol, 31(5): 74-82. [朱粟锋，江聪，税伟，等，2020. 退化天坑倒石堆阴坡植物群落垂直分布特征——以云南沾益深陷塘为例[J]. 应用生态学报，31（5）：74-82.]

ZHU XW, CHEN WH, 2005. Tiankengs in the karst of China [J]. Cave Karst Sci, 32(2): 55-56.

ZHU XW, CHEN WH, 2006. Tianken in the karst of China [J]. Carsol Sin, 25(8): 7-24. [朱学稳，陈伟海，2006. 中国的喀斯特天坑[J]. 中国岩溶，25（8）：7-24.]

ZHU XW, ZHU DH, HUANG BJ, et al., 2003. A brift study on karst tiankeng [J]. Carsol Sin, 22(1): 51-65.[朱学稳，朱德浩，黄保健，等， 2003. 喀斯特天坑略论[J]. 中国岩溶，22（1）：51-65.]